Les mycorhizes des arbres de forêt

par J. L. HARLEY

Bien qu'on sache depuis longtemps que les racines de certaines plantes sont associées d'ordinaire à des champignons, ce n'est que depuis peu que le sens de cette association est apparu clairement. Des expériences ont prouvé que dans le cas des arbres de forêt ces associations de champignons aux racines fonctionnent comme des accumulateurs aérobies d'ions très efficaces qui contribuent à la lutte pour la vie engagée par la plante et le champignon parmi tant d'autres organismes vivants du sol.

Depuis plus de cent ans on sait que maintes plantes supérieures sont intimement associées à des mycélions fongoïdes qui vivent à la surface ou à l'intérieur des tissus de leurs racines. La morphologie et l'anatomie des racines sont affectées de façon considérable par l'activité de certains de ces champignons, et les structures résultantes, mi-champignons mi-racines, diffèrent nettement de racines saines. Les activités d'autres mycètes sont importantes aussi même si leurs effets sont invisibles à la surface. Dans une étude détaillée des racines du hêtre d'Europe Frank [3] a donné le nom de mycorhize à ce premier type de racine-champignon. Il démontra qu'il existe des mycorhizes analogues sur les racines de beaucoup d'arbres angiospermes cupulifères, et sur celles des pins et de plantes apparentées. L'emploi du terme mycorhize s'étendit plus tard à tous les champignons qui accompagnent les organes d'absorption des plantes vertes et aux saprophytes des plantes supérieures comme les orchidées incolores. Ces individus normaux et sains dans leur habitat naturel sont infestés par des champignons et subissent de nettes altérations structurelles et histologiques. On sait maintenant qu'il y a un environnement favorable pour la plupart des plantes, ou une époque particulière de leur existence, où leurs racines ou d'autres organes d'absorption élaborent des mycorhizes conformes à notre définition.

On s'aperçut fort tôt que l'infestation par des mycorhizes stimule en quelque sorte la croissance des plantes qui en sont atteintes et l'on en conclut naturellement que la fonction physiologique des mycorhizes les rattachait particulièrement à l'absorption d'azote par la plante. La captation d'azote par les nodules bactériens des racines des légumes était déjà prouvée et maintes expériences agricoles sur le traitement du sol par les engrais avaient fortifié l'opinion que les substances azotées jouent un rôle prépondérant dans la croissance végétale. Deux raisons principales expliquent pourquoi il a fallu si longtemps pour élucider la vraie nature des phénomènes associés aux mycorhizes. D'une part, on avait admis sans vérification expérimentale sérieuse que les mycorhizes stimulent la croissance parce qu'ils favorisent l'absorption d'azote. De l'autre, on ignorait les principes qui régissent la physiologie de l'absorption des substances minérales par les racines des plantes. Un facteur important qui a également contribué à la confusion des idées était la tendance à supposer que les associations de mycètes aux racines — les mycorhizes — avaient toutes une constitution analogue malgré la grande diversité de leurs structures. Nous éviterons cette dernière difficulté en nous bornant à l'examen d'un seul type de mycorhize; il va sans dire qu'on ne pourra appliquer les conclusions de nos recherches à d'autres types qu'à condition de tenir compte soigneusement de leurs propriétés particulières.

Les arbres les plus répandus dans les forêts de la zone tempérée, tels que le hêtre, le châtaignier, le bouleau, le chêne et le noisetier parmi les angiospermes, le pin, le sapin et le mélèze parmi les conifères, ont leurs radicelles associées à des champignons dans leur habitat boisé naturel. Les mycorhizes qu'ils engendrent ont des structures qui se ressemblent fort dans leurs traits essentiels. Les radicelles, dont l'extrémité est plutôt grosse et arrondie, s'entremêlent en un système racémeux de branches; celles des sapins, par contre, se subdivisent en sous-branchements, mais c'est un cas plus rare. La figure 4 montre les racines-champignons du hêtre poussant dans leur habitat naturel, la figure 5 leur structure anatomique. La structure pseudo-cellulaire des hyphes fongoïdes enserre si étroitement le tissu de l'hôte, surtout à la périphérie, qu'on a peine à discerner les interstices qui les séparent. Le cortex extérieur du noyau central du tissu de l'hôte est envahi par les hyphes fongoïdes qui se développent au sein des

parois cellulaires entre ses cellules et constituent ce qu'on appelle le réseau de Hartig, en souvenir du botaniste allemand qui le découvrit. Quelques hyphes s'introduisent dans les lumières des cellules mais l'ampleur de cette pénétration est variable et même nulle dans certains cas. Des hyphes en quantité variable traversent aussi l'enveloppe fongoïde et passent dans le sol. Certaines branches principales de ces racines et quelques branches latérales aussi semblent préserver leur immunité pendant la majeure partie de leur existence; leur structure est plus normale et présente les coiffes et les poils radiculaires ordinaires.

Pour certaines espèces on a décrit avec soin les caractéristiques qui permettent de distinguer les racines saines et infestées: différences détaillées dans la structure, l'histologie et le mode de croissance, et l'on commence déjà à les expliquer en invoquant la production d'auxine par les champignons. La plupart des racines restées saines pendant longtemps finissent cependant par s'infester un jour. Il arrive parfois — c'est le cas du hêtre — que les champignons recouvrent complètement la racine en retrait de l'extrémité qui pousse rapidement et lorsque la croissance de la plante se ralentit en été, cette gaine ira jusqu'à recouvrir l'extrémité même. Dans d'autres cas, chez le pin par exemple, une infestation interne des tissus succède à la différenciation des cellules situées en retrait de l'extrémité des longues racines.

Melin [7–10] et ses collègues suédois [11] ont étudié à fond les champignons qui interviennent dans la formation de mycorhizes d'arbres. Le meilleur moyen de les identifier est de faire des cultures de mycélions à partir des champignons les plus répandus au voisinage de l'arbre-hôte dans son habitat naturel; puis d'éprouver leur pouvoir de produire des mycorhizes en les inoculant aux racines de plants stériles. Il s'avère ainsi qu'un grand nombre d'agarics et de bolets vénéneux, et certains lycoperdons, notamment les sclérodermes, peuvent engendrer des mycorhizes. Dans tous les cas les propriétés physiologiques de l'espèce sortent quelque peu de l'ordinaire. Ces champignons ne peuvent pousser que dans les sources de carbone contenant les hydrates de carbone les plus simples, et, pour atteindre leur développement complet, ils ont souvent besoin d'ingrédients accessoires, des vitamines, par exemple, comme la thiamine et la biotine. Ils diffèrent donc d'autres champignons de terreau et des bois appartenant aux mêmes groupes taxonomiques, qui sont capables de dégrader la lignine et la cellulose et qui poussent facilement en culture. Du point de vue physiologique leurs caractéristiques de culture ainsi que leur inaptitude notoire à rivaliser en culture mixte avec les saprophytes du sol non-spécialisés les rapprochent plutôt des parasites spécialisés que des formes qui dégradent le fumier et le terreau. Tout porte à croire que nombre d'espèces sont incapables d'acquérir des organes à fruits si elles sont séparées de l'arbre-hôte.

L'extension des mycorhizes sur un hôte végétal dépend des conditions de l'habitat. Des facteurs externes semblent affecter la croissance des mycorhizes, plus par leur action sur l'hôte que sur le champignon. Les premiers chercheurs ont remarqué que l'infestation la plus intense se produit dans les terrains humiques où des couches de résidus végétaux partiellement décomposés forment un horizon permanent à la surface du sol. Dans cet horizon l'on observe le développement d'un agrégat de radicelles à mycorhizes, côte-à-côte avec une multitude de mycélions des types les plus variés. Lors de la chute des feuilles une vraie manne végétale atterrit sur ces horizons, mais elle n'y demeure pas longtemps car les organismes vivants s'empressent de l'absorber; la concentration moyenne des éléments nutritifs de la couche est donc faible. Dans des sols où les couches de terreau ne s'accumulent point et où l'approvisionnement alimentaire est maintenu continuellement à un niveau élevé, le développement des mycorhizes est beaucoup plus modeste.

Les résultats expérimentaux [1, 5] expliquent assez bien cette variation. Il s'avère que, pour tout éclairement permettant la croissance, les mycorhizes se développent mieux à mesure que s'accentue la déficience des aliments végétaux, notamment l'azote, le phosphore et peut-être le potassium. La concentration alimentaire permettant une croissance donnée des mycorhizes augmente avec l'intensité de la lumière. Toutes ces relations ne sont vraies, évidemment, que pour des niveaux moyens d'intensité lumineuse et de concentration alimentaire. Elles ne s'appliquent pas en cas de disette aigüe ou d'abondance excessive, ou lorsque la lumière est très intense, et l'on doit souvent les modifier pour tenir compte des effets de l'action réciproque des aliments. La conclusion de Björkman, confirmée par l'analyse, est que l'infestation est subordonnée à un excès d'hydrates de carbone dans les tissus des racines. Plusieurs observations sont venues appuyer cette hypothèse importante depuis sa publication. Ainsi l'infestation initiale des plants de pin et de

hêtre après la germination n'apparaît qu'après complet développement des feuilles; des hydrates de carbone libres sont alors présents dans les racines. Il est tentant mais imprudent de comparer ces observations avec le fait connu que les champignons de culture, eux aussi, ont besoin d'hydrates de carbone simples, et d'en tirer un rapport de cause à effet; d'autres champignons, incapables de produire des mycorhizes, ont le même besoin d'hydrates de carbone.

Les premiers chercheurs, frappés par la croissance extraordinaire des mycorhizes en terrain pauvre, se persuadèrent que les mycorhizes avaient pour rôle d'augmenter l'absorption des minéraux. Cette interprétation téléologique qui a persisté jusqu'à nos jours est néanmoins sans fondement, indépendamment des propriétés réelles des mycorhizes. Cette erreur n'est pas venue entacher les résultats écologiques et expérimentaux — de trois sources différentes — qu'on a recueillis sur le rôle absorbant des mycorhizes. En premier lieu, des tentatives en vue d'acclimater certains arbres, des conifères notamment, dans des localités étrangères ont souvent échoué, particulièrement en terrain humique; parallèlement, il n'y eut dans ces cas aucun développement de mycorhizes. Divers traitements du sol, par exemple celui de Rayner à Warham [12], ont permis une croissance plus satisfaisante des jeunes plants et l'apparition de mycorhizes sur leurs racines. Il serait prématuré d'envisager ces changements, sans preuve complémentaire, comme des exemples de relations de cause à effet. La deuxième source d'information concerne l'inoculation expérimentale de plants à l'aide de champignons mycorhiziens. Si simples en apparence et si souvent tentés, ces essais sont difficiles à réaliser. Dans les rares exemples satisfaisants on observe qu'en sol pauvre le poids des plants à mycorhizes s'accroît et l'absorption des aliments augmente de façon démesurée. Le tableau I résume les résultats obtenus de cette façon [5] avec le *Pinus Strobus*.

TABLEAU I

	Poids sec	*Azote (% du poids sec)*	*Phosphate (% du poids sec)*	*Potassium (% du poids sec)*
Plants à mycorhizes	404,6	1,24	0,20	0,74
Plants sans mycorhizes	320,7	0,85	0,08	0,43

On a supposé que cet accroissement de l'absorption des minerais par les plants à mycorhizes provient de ce que la surface des racines infestées est plus étendue que celle des racines saines. Cette suggestion est loin d'être satisfaisante parce qu'il est impossible de comparer avec précision des surfaces de racines, et parce qu'elle implique qu'un assemblage de racines enveloppées de champignons absorbe le même

par unité de surface qu'une racine ordinaire. Cette théorie était plausible tant qu'on pensait que les aliments entraient en masse par la transpiration ou par diffusion. Maintenant qu'on sait que l'absorption des sels dépend de réactions métaboliques, cette hypothèse doit être remaniée. La structure même des racines fongoïdes démontre que toute substance qui pénètre dans l'hôte a forcément dû traverser la couche des champignons; son mode d'entrée, et sa forme et sa quantité doivent varier selon que les racines sont infestées ou non.

Au cours de ces dernières années on a recueilli des renseignements d'un troisième ordre. On n'a plus considéré les racines à mycorhizes comme des entités séparées vivant côte-à-côte mais comme un seul organe à fonction unique, et les techniques employées ont souvent été les mêmes que pour l'absorption des sels par les racines normales.

Melin et ses collègues [8, 9, 10] ont prouvé élégamment que les hyphes croissant à la périphérie de la couche des mycorhizes sont capables de fonctionner comme des poils radiculaires. Ils cultivèrent des pins dans du sable stérile puis ils posèrent sur ce sable des plats ouverts contenant des champignons à mycorhizes. Les hyphes finirent par déborder des plats, et, passant dans le sable, elles formèrent des mycorhizes sur les radicelles des pins. Les chercheurs, ayant introduit des solutions d'isotopes de phosphate, d'azote et d'aliments métalliques dans les cultures de champignons, purent observer le mouvement de ces solutions vers les racines et l'intérieur des organes de l'hôte.

Des expériences de courte durée avec des mycorhizes prélevés sur des pins et des hêtres furent effectuées afin de déterminer la vitesse d'absorption et les facteurs externes qui l'influencent. Les vitesses d'absorption par des racines infestées et saines, calculées par unité de surface ou de poids ont été comparées pour le pin [6], et ur le hêtre [4]. Dans chaque cas le taux d'absorption des racines infestées a été plus élevé; le hêtre, par exemple, absorbe le phosphate environ cinq fois et le potassium deux fois plus vite. La

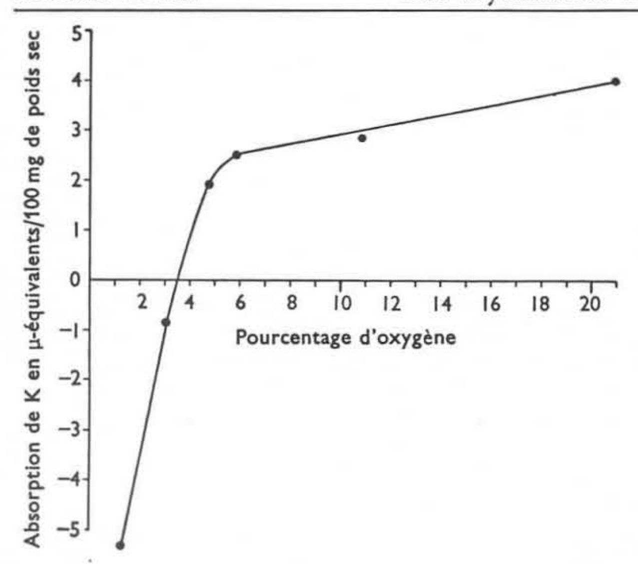


FIGURE 1 – *Effet de la concentration d'oxygène sur l'absorption du potassium d'une solution de KCl (0,128 mM) par des mycorhizes de hêtre pendant 17 heures.*

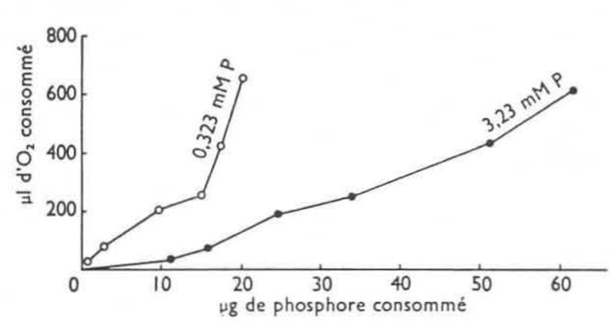


FIGURE 2 – *Rapport entre l'oxygène consommé et le phosphate absorbé par des racines de hêtre.*

vitesse d'absorption du hêtre est particulièrement sensible à l'apport d'oxygène tandis que l'accumulation des sels dans les tissus est liée indirectement à la respiration.

La figure 1 montre que l'absorption de potassium ne commence que lorsque la concentration d'oxygène atteint 3% et atteint son maximum entre 10 et 20%. La figure 2 donne une idée du rapport entre la consommation d'oxygène et l'absorption de phosphate.

Plusieurs facteurs influencent de façon analogue la vitesse d'absorption chez les racines saines et infestées, ce sont la température, la concentration des sels dans la solution extérieure et la présence de substances inhibitoires pour les processus métaboliques. Les deux types de racines présentent le phénomène d'absorption sélective, par exemple l'absorption préférentielle du potassium des solutions de mélanges de sels alcalins (tableau II).

De tels résultats soulignent que les mycorhizes sont capables d'accumuler des sels tout comme

TABLEAU II

Solution	*K absorbé*		*Na absorbé*	
	μE/ 100 *mg*	% *de contrôle*	μE/ 100 *mg*	% *de contrôle*
0,1 mM KCl ..	1,68	100	—	—
0,1 mM NaCl ..	—	—	0,41	100
0,1 mM NaCl + 0,1 mM KCl	1,37	82	0,06	14

Résultats de J. M. Wilson (non-publiés).

d'autres organes; bien que leur comportement expérimental varie souvent du tout au tout, leur efficacité dans l'accumulation des sels est indéniable.

Si efficaces qu'ils soient, les mycorhizes sont réellement plus compliqués que de simples organes d'absorption. Quand on examine de près la distribution des sels absorbés on remarque que l'absorption primaire n'est pas uniforme et qu'une portion importante est retenue par la gaine mycélienne. C'est particulièrement vrai pour le phosphate, dont 90% reste dans la gaine au cours d'expériences de courte durée avec des concentrations de l'ordre de celles qu'on rencontre normalement dans le sol. On a prouvé que le phosphate ainsi accumulé est distribué graduellement au système tout entier. Ce processus (figure 3) est gouverné par la température et l'apport d'oxygène et n'a lieu que si la concentration d'oxygène dépasse 3% en volume; il s'effectue le plus rapidement à l'air si la solution externe ne contient pas de phosphate.

Les expériences sur la vitesse d'absorption des sels ont souligné le caractère aérobie de l'absorption initiale et de la redistribution. On a vu que

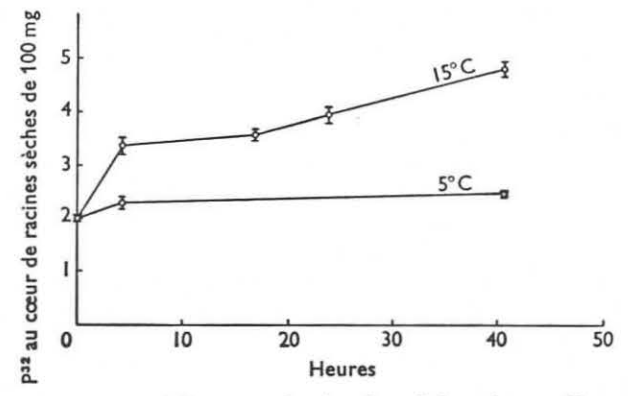


FIGURE 3 – *Mouvement du phosphate de la gaine mycélienne au tissu de l'hôte par des mycorhizes de hêtre maintenues dans des solutions dépourvues de phosphate à 5° et 15° C.*



FIGURE 4 – *Photographies de mycorhizes de hêtre dans la couche de terreau du sol (modérément agrandies).*

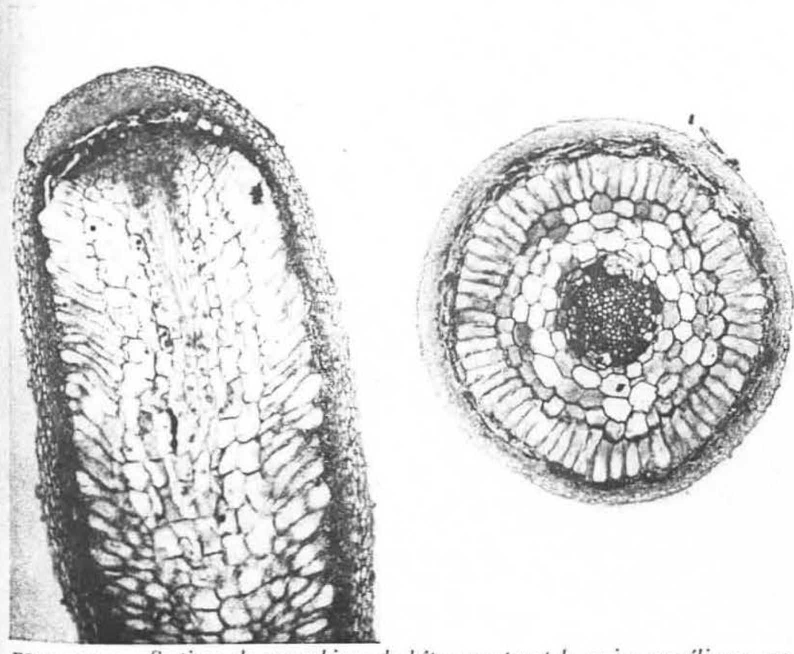


FIGURE 5 – *Sections de mycorhizes de hêtre montrant la gaine mycélienne renfermant le tissu de l'hôte. On voit les hyphes du réseau de Hartig entre les cellules du cortex.* (× 130 *appr.*) *(Photographie de F. A. L. Clowes)*

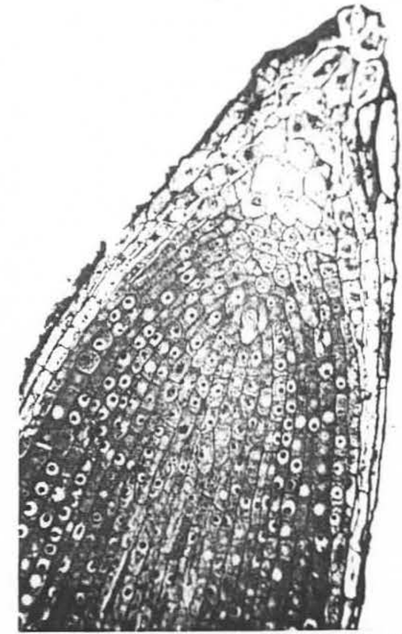


FIGURE 6 – *Section longitudinale d'une racine de hêtre non infestée, à titre de comparaison.* (× 200 *appr.*) *(Photographie de F. A. L. Clowes)*

le milieu naturel le plus favorable pour le développement des mycorhizes est la partie supérieure du terreau qui recouvre le sol des forêts: pour que les résultats des expériences puissent être appliqués à bon escient dans la nature il faut donc connaître la teneur d'oxygène de ces couches. Des évaluations de l'atmosphère du sol [2] dans des zones de développement intense de mycorhizes de hêtre, montrent que l'oxygène n'y fait pas défaut. Dans tous les cas examinés au cours d'une saison entière la concentration d'oxygène est demeurée au-dessus de 19% en volume. On acceptera donc la conclusion que les mycorhizes sont des accumulateurs d'ions aérobies très efficaces, capables, lors de la décomposition du terreau, de rivaliser brillamment pour leur nourriture végétale avec d'autres organismes de l'humus de forêt. Les réserves ainsi accumulées sont mises à la disposition de l'hôte et du champignon par un processus graduel de redistribution réglé par le métabolisme.

Ces travaux récents ont fourni une explication satisfaisante de bien des observations sur la survivance remarquable des mycorhizes en terrain pauvre tant dans la nature que dans les conditions d'expérience, et l'on a enfin fait sortir l'étude des mycorhizes d'une phase où l'on semblait leur attribuer des propriétés magiques. Il est aussi absurde de supposer que la croissance de mycorhizes avec formation d'une gaine sur les racines n'a pas d'effet sur l'absorption, que d'affirmer que les plants des arbres de forêt ne peuvent pousser sans mycorhizes. Les semences d'arbres de forêt, plantées dans du sable mouillé, germent et donnent des plants sans mycorhizes. Il est vrai que des plants poussant en terrain fortement enrichi par des engrais peuvent atteindre une stature vigoureuse sans être infestés sérieusement, mais ce n'est là ni leur habitat normal, ni leur condition ordinaire dans leur environnement naturel. Sous le patronage de la Commission forestière, on a entrepris des expériences pour déterminer s'il est nécessaire de cultiver les plants des pépinières avec des mycorhizes avant de les transplanter dans les forêts, ou si les plants forcés avec de fortes doses d'engrais inorganiques depuis le début, mais sans mycorhizes, auront un développement satisfaisant après la transplantation. Les réponses à ce genre de question faciliteront certainement l'établissement des plans pour la culture en pépinière; elles ont d'ailleurs déjà prouvé leur valeur en élaguant les affirmations exagérées sur le rôle joué par les mycorhizes dans la culture. Les expériences écologiques et physiologiques décrites dans cet article n'ont toutefois pas les problèmes économiques comme objectif principal mais bien le fonctionnement des mycorhizes en tant qu'organes absorbeurs dans leur environnement naturel de la forêt.

BIBLIOGRAPHIE

[1] Björkman, E. *Symb. bot. upsaliens.*, **6**, 2, 1942.
[2] Brierley, J. K. *J. Ecol.*, **43**, 404, 1955.
[3] Frank, A. B. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, **3**, 128, 1885.
[4] Harley, J. L. et McCready, C. C. *New Phytol.*, **49**, 388, 1950; **51**, 56, 342, 1952; **53**, 92, 240, 1954.
[5] Hatch, A. B. *Black Rock For. Bull.*, Nº 6, 1937.
[6] Kramer, P. J. et Wilbur, K. M. *Science*, **110**, 8, 1949.
[7] Melin, E. *Handb. biol. ArbMeth.*, **11**, 4, 1936.
[8] Melin, E. et Nilsson, W. *Physiol. Plant.*, **3**, 88, 1950.
[9] *Idem. Nature, Lond.*, **171**, 134, 1953.
[10] *Idem. Svensk bot. Tidskr.*, **49**, 119, 1955.
[11] Modess, O. *Symb. bot. upsaliens.*, **5**, 1, 1941.
[12] Rayner, H. E. et Neilson-Jones, W. «Problems of Tree Nutrition». Faber and Faber, Londres. 1944.